Über die Extremitäten einer jungen Hatteria.

Von Dr. **Franz Bayer** in Tábor.

(Mit 1 Tafel.)

Vorgelegt in der Sitzung am 19. Juni 1884

Unter allen Sauriern der jetzigen Periode der Erdentwickelung findet man kaum ein anderes Reptil, dessen Bau und Skelett so viele und so merkwürdige Abweichungen von den allgemein herrschenden Regeln aufweisen würden, wie es bei der neuseeländischen Brückenechse (*Hatteria punctata* Gray) der Fall ist. Waren schon die ersten und späteren Berichte über das Vorkommen und die Lebensweise dieser Schuppenechse (von Anderson in Coock's „Third Voyage" schon im Jahre 1785, von Dieffenbach, Pollack, Newmann und neuestens von Ward) von nicht geringem Interesse, so hat doch erst die verdienstvolle Arbeit Alb. Günther's („Contribution to the anatomy of Hatteria" in Philos. Transactions of the R. Society of London, Vol. 157., 1868) gezeigt, wie weit dieser seltsame Bewohner der Rurima-, Montoki- und Karewa-Felsen im Plentybay von den übrigen Sauriern besonders seinem Skelette nach entfernt geblieben ist. Mit Recht gilt von ihm, dass er in mancher Hinsicht noch auf der Stufe steht, auf der die jetzt lebenden Urodelen sich befinden und die Ichthyosaurier sich befanden, während er sich in anderen Merkmalen seines Skelettes wiederum den Crocodilen und Schlangen nähert — dass er selbst eine Species, ein Genus, eine Familie, eine Ordnung *(Rhynchocephalia)* für sich bildet.

In seiner eben erwähnten Monographie hat Günther vor Allem das gesammte Skelett der Hatteria sorgfältig beschrieben und bis auf die Extremitäten abgebildet; von diesen bietet er nur eine kurzgefasste Beschreibung, aber kein Bild, obzwar sie insbesondere im Carpus und Tarsus sehr merkwürdige und theilweise bis jetzt falsch gedeutete Verhältnisse aufweisen.

Als mir also durch die besondere Güte meines verehrten Lehrers des Herrn Prof. Dr. Anton Frič Gelegenheit geboten wurde, das zerlegte Skelett einer jungen, etwas über 2 dm langen Hatteria untersuchen zu können, ward schnell der Entschluss gefasst, ihre Extremitäten sorgfältig abzubilden, neuerdings zu beschreiben und nach eingehender Betrachtung und Vergleichung mit anderen verwandten Typen insbesondere einzelne Theile des Carpus und Tarsus womöglich richtig zu deuten.

Indem ich also diese kleine Arbeit der Öffentlichkeit übergebe, wünsche ich nur, dass dieselbe bloss als eine bescheidene Ergänzung zu dem betrachtet werde, was bisher über Hatteria erschienen ist.

Im Baue ihrer Extremitäten unterscheidet sich Hatteria nur wenig von den übrigen Sauriern, die mit wohlentwickelten Vorder- und Hinterfüssen mit je fünf Fingern versehen sind. Bei alten Thieren pflegen die meisten Theile derselben vollkommen ossificirt zu sein; wie ich schon bemerkt habe, war der Gegenstand meiner Untersuchungen ein noch junges Thier, welches einzelne Carpus- und Tarsustheile, dann die meisten Epiphysen der längeren Knochen noch knorpelig gehabt hat. Auf der beiliegenden Tafel habe ich diesen Knorpel überall mit blauer Farbe bezeichnet. Sonst waren die Knochen von gelblichweisser Farbe und nur an ihren Enden ein wenig dunkler (bis bräunlich) gefärbt; dort waren auch die grösseren Knochen ziemlich porös.

A) Vorderextremität.

Der Oberarmknochen (*humerus*, Fig. 1 von innen und Fig. 2 von aussen), nach Günther demselben Knochen bei Varanus, Uromastix u. A. ähnlich, ist an beiden Enden abgeplattet und nur in der Mitte walzenförmig. Das höckerige *caput humeri* (*ch*) war bei unserem Exemplare noch vollständig knorpelig und vom eigentlichen Knochen scharf getrennt. Unterhalb desselben bemerkt man den ziemlich langen, scharfen und gebogenen *processus lateralis* (*pl*), der etwa in seiner Mitte zahnförmig zugespitzt ist. Der walzenförmige Körper dieses Knochens ist ebenfalls mit einem kleinen Zahne (*z*) versehen.

Unten ist der Oberarmknochen noch breiter als oben, auf der Innenseite mit einer ansehnlichen Vertiefung (*v*) und zwei kleineren Öffnungen (*o* und *o'*) versehen; die Articulation mit den beiden Vorderarmknochen wird durch drei, hier freilich noch knorpelige Höcker vermittelt: durch den grösseren *condylus radialis* (*cr*) mit einer scharfen Längskante und den kleineren *condylus ulnaris* (*cu*), zwischen denen bei Hatteria noch eine kleinere mittlere Protuberanz sitzt. — Die beiden Vorderarmknochen (Fig. 3) berühren sich nur mit ihren Oberenden; an distalen Enden sind sie durch einen Theil der Handwurzel von einander getrennt. Der stärkere Knochen, *ulna* (*U*) ist oben (beim *humerus*) breiter als unten, wo er ausserdem auch von oben zusammengedrückt erscheint; nach aussen ist er ein wenig ausgebogen, so dass er da einen niedrigen lateralen Höcker (*h*) besitzt. Das in seinem Durchschnitte fast viereckige *olecranon* (*ol*) war auch noch ganz knorpelig. Der dünnere und gerade *radius* (*R*) ist oben mit einer Gelenkgrube (*g*) für die Articulation mit dem Oberarmknochen (für den *condylus radialis*) versehen.

Merkwürdig ist der Carpus bei Hatteria gestaltet (Fig. 3). Schon ihrer gesammten Form nach ist die Handwurzel ein wenig auffallend; denn ihre inneren Knochen sind mehr zusammengepresst, als die äusseren grösseren Bestandtheile und auf der äusseren Seite (bei *a*) zeigt sie einen recht tiefen Einschnitt. Man sieht da zuerst alle die neun typischen Knochen eines Sauriercarpus (Born), die auf ihrer Unterseite breiter entwickelt und desshalb auch mehr zusammengedrückt erscheinen, als oben; Günther zählt ihrer zehn auf, da er das accessorische *pisiforme* (*p*), die „Andeutung des sechsten Strahles der Extremität", auch direct zum Carpus anreiht. In der ersten Reihe sieht man ausser dem eben erwähnten Sesambeine: 1. ein viereckiges, bei unserem Exemplare schon völlig ossificirtes *ulnare* (*u*, bei Günther *triquetrum*), dann 2. ein längliches, knorpeliges *radiale* (*r*, *naviculare* Günther), zwischen denen 3. ein fünfeckiges knöchernes *intermedium* (*i*, *lunatum* Günther) eingebettet liegt. Das *ulnare* und *radiale* articuliren mit der Ulna und dem Radius vermittels gut entwickelter Gelenkvertiefungen. Das *ulnare* ist der grösste Knochen der ganzen Handwurzel; länger als alle übrigen Theile ist er schon aus dem Grunde, weil die Elle (*U*) beim Carpus

kürzer ist, als die Speiche (*R*). Während das *intermedium* bei anderen Sauriern stark reducirt oder gänzlich verschwunden zu sein pflegt, ist es bei Hatteria noch recht gut entwickelt, wie wir es z. B. bei unseren Urodelen sehen. Rechts vom *ulnare* liegt 4. ein ebenfalls fünfeckiges *centrale* (*c*) mit einem Ossificationskerne in der Mitte. Da Günther von diesem Knochen nichts erwähnt, haben ihn einige Autoren in den von uns *radiale* und von Günther *naviculare* benannten Knochen verlegt, was meiner Ansicht nach unrichtig ist; schon die Lage des mittleren Knochens (*c*) spricht dafür, dass er und kein anderer als das richtige *centrale carpi* betrachtet werden muss. Noch eine Bemerkung Günther's will ich hier erwähnen. Er sagt, dass er das *lunatum* (bei uns *intermedium*, *i*) auch zwischen den beiden Carpalreihen vorgeschoben fand; wer weiss, ob er für dieses verschobene *intermedium* nicht unser *centrale* (*c*) in dem Falle gehalten hat, wo das wahre *intermedium* (*i*) entweder stark reducirt oder abhanden gekommen war. — Was aber ist der in der Fig. 3 mit x bezeichnete knorpelige Carpustheil? Die vier regelrechten Carpalknochen der ersten Reihe haben wir schon erschöpft und ein *carpale* zweiter Reihe ist er auch nicht, da er von den Metacarpalknochen eben durch die wohlentwickelten *carpalia* c^1, c^2 und c^3 gänzlich getrennt ist. Wie ich glaube, kann man ihn kaum für etwas Anderes halten, als für das ***zweite centrale carpi.*** Und das wäre nichts so unnatürliches, wenn man bedenkt, dass auch die fossilen Ichthyosaurier, denen sich Hatteria in mancher wichtigen Beziehung (biconcave Wirbelform) nähert, zwei selbstständige *centralia* haben (Gegenbaur), die sich von vorweltlichen Amphibienformen auch auf einige jetzt lebende ostsibirische Urodelen (Ranoden sibiricus, Salamandrella Wosnessenskyi, S. Keyserlingii) vererbt haben (Wiedersheim). Wir hätten da einen neuen Beleg für die schon früher ausgesprochene Behauptung, dass nämlich Hatteria das einzige jetzt lebende Reptil ist, welches in seinem Skelette einige Merkmale nicht nur ausgestorbener Saurier, sondern auch jetziger Urodelen vereinigt. Dass aber Günther von diesem Knochen keine Erwähnung thut und sammt dem accessorischen *pisiforme* (*p*) nur zehn Carpalknochen aufzählt, liesse sich einfach dadurch erklären, dass ich ein junges, er aber ein erwachsenes Exemplar bei der Hand gehabt hat;

vielleicht degenerirt das zweite *centrale* bei fortschreitendem Wachsthum, indem es entweder gänzlich verschwindet, oder mit einem anderen Carpustheil bis zur Unkenntlichkeit verschmilzt, mit anderen Worten: vielleicht wiederholt sich bei Hatteria in ontogenetischer Hinsicht dasselbe, was in fylogenetischer Hinsicht (Urodela — Ichthyosaurii — junge Hatteria) bekannt ist. Diess sei freilich nur eine bescheidene Hypothese, die erst künftige Forschungen entweder bestätigen, oder widerlegen müssen.

Den eben besprochenen Carpalknochen erster Reihe folgen die fünf *carpalia* zweiter Reihe (c^1—c^5), von denen ich nur das vierte *carpale* (c^4) verknöchert gefunden habe; dasselbe übertrifft an Grösse alle übrigen Knorpel dieser Reihe, wie es auch bei anderen Sauriern der Fall zu sein pflegt. Wie Günther erwähnt, soll das zweite *carpale* (c^2) das grösste sein, was freilich bei dem von mir untersuchten Carpus nicht befunden wurde: war bei dem vom genannten Forscher zerlegten Thiere nicht das c^2 und x zu einem einzigen ansehnlichen Knochen verschmolzen? Das fünfte *carpale* ist nicht selbstständig entwickelt, sondern muss der Lage aller Carpustheile nach in der auffallend starken knorpeligen Epiphyse des fünften Metacarpalknochens (c^5) gesucht werden.

Die fünf *metacarpalia* (Fig. 3, I—V) sind lange, walzenförmige Knochen mit breiteren Enden; das dritte ist das längste, das erste und fünfte das kürzeste. Ausserdem ist das fünfte *metacarpale* besonders in seinem unteren Ende ausgebreitet, was auch bei den Schildkröten vorkommt. Die Glieder einzelner Finger (1 = die erste Phalanx) sind an ihren Enden stark verdickt; das letzte Glied ist knorpelig (Fig. 4, *f*) und trägt eine stark gebogene, scharfe Kralle (*d*) von gelblicher Färbung mit dunklen Flecken und Streifen an der Wurzel. Der erste Finger hat 2, der zweite 3, der dritte 4, der vierte 5 und der fünfte 3 Glieder.

B) Hinterextremität.

Das lange *femur* (Fig. 5) ist in seiner Mitte ein wenig gekrümmt. Das knorpelige *caput femoris* (*cf*) ist von vorne und von hinten zusammengedrückt. Während bei anderen Sauriern der *trochanter maior* wenigstens angedeutet ist, fehlt er bei Hatteria (wie bei den Crocodilen) gänzlich, so dass wir hier

am Oberschenkel nur den gut entwickelten *trochanter minor* (*tm*) vorfinden. Am Unterende dieses Knochens befinden sich zwei noch knorpelige *condyli*, und zwar der *condylus externus* (*ce*) und der vertiefte *condylus internus* (*ci*). Zwischen dem Ober- und Unterschenkel befindet sich weder eine Patella, noch irgend ein Sesambein, wie es z. B. bei den Monitoren der Fall ist. — Von den beiden Knochen des Unterschenkels (Fig. 6) ist besonders die *tibia* (*T*) gut entwickelt. Dieselbe ist oben fast dreieckig, unten flach und hatte beide Epiphysen noch knorpelig; an der Innenseite ist sie mit einem niedrigen, zahnförmigen Fortsatz (*y*) versehen. Die kürzere und zartere *fibula* (*F*) ist von der Tibia besonders in der Mitte und am Tarsus ziemlich weit entfernt, ein wenig S-förmig gebogen und war nur an ihrem oberen, schwächeren Ende vollkommen ossifieirt, während ihr Unterende noch mit einem dicken Knorpel überzogen war.

Im Tarsus sind die einzelnen Knochen ziemlich dünn und flach. Auch hier gilt, was bereits von der Handwurzel gesagt wurde, dass nämlich die centralwärts gelegenen Knochen viel schmäler sind als die *tarsalia* des äusseren Randes; und auch hier findet man einen tiefen Einschnitt in die Fusswurzel (bei t^4), wie wir ihn im Carpus (bei c^4) gesehen haben. In der ersten Reihe liegen zwei Knochen, die bei jungen Thieren durch eine Naht von einander getrennt sind (*c*, *a*), während sie bei älteren Exemplaren zu einem einzigen Stücke verschmelzen. Dieser breite Knochen articulirt dann mit der *fibula* vermittelst einer Gelenkgrube (*k*) und schmiegt sich an die *tibia* in einer schrägen Ebene eng an. Unrichtig ist, dass mit der Fibula nur der eine Knochen (*calcaneum*, *c*) in einem Gelenke verbunden ist, wie Günther behauptet; wenigstens gilt es nicht von jungen Thieren dieser Art. Wenn wir von aussen anfangen, so ist der fast viereckige, in der Mitte vertiefte Knochen unstreitig das *fibulare* oder *calcaneum* (*c*), der grössere, längliche, mit einer seichten Furche in der Mitte versehene Knochen der *astragalus* (*a*), in dem das primitive *centrale tarsi* (ob vielleicht auch zwei, wie bei den Urodelen Cryptobranchus, Salamandra nebulosa u. A., lässt sich nicht bestimmen) und *intermedium* zu suchen sind. Bei anderen Sauriern verwächst zu einem einzigen Knochen mit den eben erwähnten Tarsustheilen noch das *tibiale*, für das ich aber bei

dem von mir untersuchten Thiere den vom *astragalus* ziemlich deutlich getrennten Knorpel (t) schon seiner Lage nach halte. Wir finden hier also alle vier *tarsalia* erster Reihe; das *calcaneum (fibulare)*, den *astragalus (centrale + intermedium)* und ein knorpeliges *tibiale*, das noch nicht mit dem *astragalus* verwachsen war, wie es bei anderen Sauriern in der Regel geschieht.

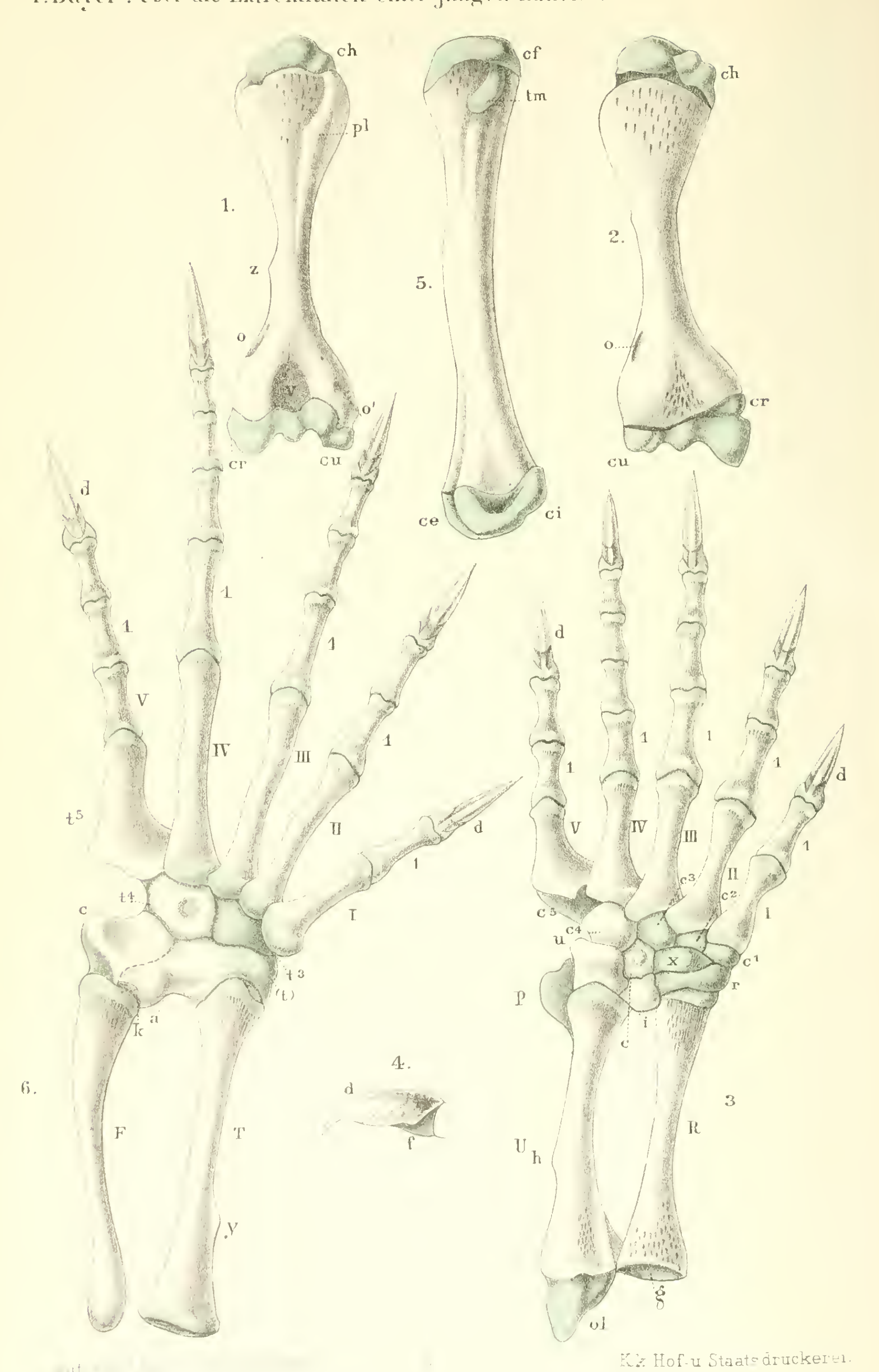
In die zweite Reihe des Tarsus zählt Günther nach der bei den meisten übrigen Sauriern üblichen Analogie nur zwei Stücke, die zwischen den Tarsalgliedern erster Reihe und den Metatarsalknochen gelegen sind: das bei unserem Exemplare noch knorpelige *tarsale*^{3} (t^3) und das viereckige, fast gänzlich ossificirte und in der Mitte vertiefte *tarsale*^{4} (t^4, homologon des *cuboideum* bei den Säugern); das *tarsale*^{1} und *tarsale*^{2} haben sich nach übereinstimmender Aussage gewiegter Autoren schon sehr früh (fylogenetisch!) mit den correspondirenden Metatarsalknochen vereinigt. Zu diesen Tarsalknochen zweiter Reihe zählen wir auch den mit t^5 bezeichneten Knochen, als den dritten von den übrig gebliebenen Knochen der Fusswurzel, als ein *tarsale*^{5}. Günther reiht ihn zum *metatarsus*, obzwar ihm seine Form und Breite aufgefallen hat („this dilatation having irregular form of a tarsal" !). Für ein *tarsale*^{5} halte ich ihn aus zweierlei Gründen. Erstens ist dies bei den Sauriern kein so seltener Fall, da ihn Monitores, Hemidactylus und Ascalabotae überhaupt ganz bestimmt besitzen (bei einigen Cheloniern ist das fünfte *tarsale* ähnlich erweitert) und zweitens würde Hatteria, was die Gliederzahl der Zehen anbelangt, die einzige Ausnahme von der bei Sauriern herrschenden Regel bilden, da ihre fünfte Zehe nicht drei, wie es üblich wäre, sondern vier Glieder besässe, was auch Günther wirklich behauptet. Und so glaube ich, ist es besser, eine solche Deutung des mit t^5 bezeichneten Knochens zu wählen, die man durch Analogien bei nahe verwandten Formen begründen kann, als durch eine entgegengesetzte Meinung und Benennung des diesbezüglichen Tarsalgliedes eine seltene, ja nirgends bei allen Angehörigen derselben systematischen Gruppe sich wiederholende Ausnahme zu statuiren.

Von den fünf Metatarsalknochen (Fig. 6. I—V) ist der vierte der längste, der fünfte der kürzeste; die *metatarsalia* II, III und IV sind leicht gebogen, die übrigen zwei ziemlich gerade.

Günther berichtet, er habe bei dem ersten *metatarsale* (zwischen dem *metatarsus* und *astragalus*) einen grossen Knorpel ohne Knochenkern gefunden; es ist nicht unwahrscheinlich, dass er damit unser *tibiale* (*t*) gemeint hat. Die knorpeligen Epiphysen waren unten beim ersten, zweiten und dritten *metatarsale* besonders stark entwickelt. Die einzelnen Zehenglieder (1 = die erste Phalanx) sind ähnlich geformt wie im Vorderfusse, und ebenfalls mit starken Krallen bewaffnet. Die erste Zehe hat 2, die zweite 3, die dritte 4, die vierte 5 und die fünfte 3 Glieder. Die Zahlen stimmen mit denen an der Vorderextremität wie bei allen übrigen Sauriern mit wohlentwickelten Füssen überein, nur sind die Zehenglieder weit länger, als die Fingerglieder. Auch diese Gleichheit in der Anzahl der Glieder in den Fingern und Zehen war mir ein Beweggrund, dass ich den mit t^5 bezeichneten Knochen als ein *tarsale* und kein *metatarsale*, den mit *V* bezeichneten Knochen als ein *metatarsale* und kein Zehenglied bezeichnet habe.

Zum Schlusse will ich noch einmal kurz erwähnen, worin ich freilich nur nach Untersuchungen an einer jungen Hatteria Günther's Beschreibung des Carpus und Tarsus nicht beistimmen mag. Obzwar er im Carpus zehn Knochen (darin das accessorische *pisiforme* und zwei in ein einziges *naviculare* verbundene) aufzählt, hebt er keinen Knochen hervor, den man als ein *centrale* deuten könnte, und eben desshalb haben es einige Autoren im *naviculare* (mit dem *radiale* verbunden) gesucht. In dem von mir untersuchten Carpus habe ich aber neben dem Sesambeine *p* vier Bestandtheile der ersten Reihe *ulnare*, *radiale*, *intermedium* und *centrale* gefunden, zu denen sich noch ein zweites, freilich nur hypothetisches *centrale* gesellt; minder wichtig ist, dass Günther in der zweiten Reihe das *carpale*^{2} als das grösste von allen bezeichnet, während ich das einzig knöcherne *carpale*^{4} grösser als alle übrigen Carpalia dieser Reihe vorfand. Im Tarsus habe ich neben dem *calcaneum* und *astragalus* noch ein halbgesondertes, knorpeliges *tibiale* gefunden, das freilich später mit dem *astragalus* gänzlich verschmelzen mag. In der zweiten Reihe aber zählt Günther nur zwei *tarsalia* (drittes und viertes) auf, während er den von mir als *tarsale*^{5} (t^5) bezeichneten Knochen für ein *metatarsale* (*V*) hält und in Folge dessen der fünften Zehe vier Glieder zuschreibt; durch Ver-





K.k. Hof-u. Staatsdruckerei.

gleichung mit anderen Formen scheint es mir fast geboten, bei Hatteria drei Tarsalglieder zweiter Reihe (t^3, t^4, t^5) und in der fünften Zehe auch nur drei Glieder anzunehmen.

Von allen Merkmalen der beiden Extremitäten wäre doch nur das doppelte *centrale carpi* (*c*, *x*) das auffallendste; wenn dessen Vorhandensein durch Beobachtung an gänzlich entwickelten Skeletten erwiesen wäre, hätten wir darin einen neuen Beleg für die Verwandtschaft der Brückenechse mit fossilen Sauriern (Ichthyosaurus) und manchen jetzt lebenden, oben aufgezählten Urodelen.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Der linke Oberarmknochen (*humerus*) von innen.

„ 2. Derselbe von aussen.

ch = *caput humeri*, *pl* = *processus lateralis*, *z* = ein zahnförmiger Vorsprung, *o* und *o'* = kleinere Öffnungen, *v* = eine in die Markhöhle führende Vertiefung, *cr* = *condylus radialis*, *cu* = *condilus ulnaris*.

„ 3. Unterarmknochen, Carpus, Metacarpus und Finger des linken Vorderfusses.

U = *ulna*, *h* = niedriger Höcker an derselben, *ol* = *olecranon ulnae*, *R* = *radius*, *g* = seine Gelenkhöhle, *p* = accessorisches *pisiforme*, *u* = *ulnare*, *i* = *intermedium*, *r* = *radiale*, *c* = *centrale*, *x* = zweites *centrale* (?), c^1, c^2, c^3, c^4, c^5 = erstes bis fünftes *carpale* zweiter Reihe, I, II, III, IV, V = erstes bis fünftes *metacarpale*, 1 = erste Phalanx der Fingerglieder, *d* = Krallen.

„ 4. Eine Fingerspitze von der Seite.

f = letztes Glied, knorpelig; *d* = Kralle.

„ 5. Linkes *femur*.

cf = *caput femoris*, *tm* = *trochanter minor*, *ci* = *condylus internus*, *ce* = *condylus externus*.

„ 6. Unterschenkelknochen, Tarsus, Metatarsus und Zehen des linken Hinterfusses.

F = *fibula*, *T* = *tibia*, *y* = Höcker an derselben, *c* = *calcaneum*, *a* = *astragulus*, *k* = dessen Gelenkfläche für Articulation mit der *fibula*, (*t*) = *tibiale* (?), t^3, t^4, t^5 = Tarsalknochen zweiter Reihe, I, II, III, IV, V = erstes bis fünftes *metatarsale*, 1 = erste Phalanx der Zehenglieder, *d* = Krallen.

Alle Figuren original, zweimal vergrössert.